Sur l'espèce et ses unités taxonomiques en ichthyologie.

par M. le Dr Vadim Vladykov.
(Paris).

Linné en 1751, dans sa *Philosophia botanica,* a écrit : *Species tot numeramus, quot divisæ formæ in principio sunt creatæ.*

Buffon (1) aussi catégorique a affirmé la fixité des espèces et leur séparation très nette en disant : « Les espèces dans les animaux sont toutes séparées par un intervalle, que la nature ne peut franchir ».

Au contraire Darwin et ses disciples supposent que le terme « *species* » était d'une conception artificielle imaginée pour l'usage pratique, et ils ont voulu identifier l'espèce avec ses variétés.

L'argumentation des sélectionistes est basée surtout sur l'opinion qu'il n'existe pas une limite nettement définie entre deux espèces voisines si l'on étudie de nombreux spécimens. Ces espèces présentent une variété si grande qu'il peut exister des formes intermédiaires.

Mais peut-on appliquer cette observation à la généralité ou seulement à certains cas?

En se basant sur les données de la systématique moderne, on peut affirmer d'une façon catégorique que cette thèse n'était pas fondée sur des faits réels. Car les études de ces variétés par méthode de statistique démontrent qu'ici on peut appliquer la Loi de Quetelet d'après laquelle les variétés les plus éloignées se rencontrent beaucoup plus rarement que les formes intermédiaires.

Cette relation peut être exprimée par une courbe (idéale) de Quetelet.

Actuellement la plupart des biologistes n'admettent pas la théorie de Darwin, mais acceptent les idées différentes et souvent opposées comme celles d'Eimer (*orthogénèse*) (2) et de Berg-Vavilov (*nomogénèse*).

(1) Partisan convaincu, au début de ses études, de la fixité des espèces, Buffon ensuite modifie progressivement son opinion. — Voir : Roule L., *Buffon et la description de la nature*, Paris, 1924.

(2) Eimer Th. : Orthogenesis der Schmetterlinge. Ein Beweis bestimmt gerichteter Entwickelung und Ohnmacht der natürlichen Zuchtwahl bei der Artbildung. Zugleich eine Erwiderung an August Weisman, Leipzig, 1897.

Eimer Th. : Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens. I, Jena, 1888.

Après le remarquable ouvrage [1] du célèbre ichthyologue russe, M. le professeur L. S. Berg, on peut affirmer que les tendances de l'évolution du monde vivant sont conformes aux lois naturelles (*nomogénèse*) et que l'influence du hasard est complètement insignifiante [2].

Cette théorie admise, le rôle de la systématique apparaît sous un aspect entièrement nouveau.

Le but de la systématique moderne ne se borne point à décrire et nommer les diverses espèces et les dresser en un catalogue pratique.

L'étude des lois de la nature et de leur influence sur l'évolution des organismes, voilà les buts principaux de cette étude.

La systématique moderne est étroitement liée à la géographie zoologique et, à l'heure actuelle, on n'a pas la possibilité de classer exactement certains organismes dans un ou l'autre groupe, sans avoir préalablement appris sa distribution géographique.

L'unité zoologique est l'espèce. Qu'est-ce donc que l'espèce ?

Pour l'explication de ce terme on a proposé plusieurs définitions souvent opposées.

Les limites restreintes de cet article ne nous permettent pas d'entrer dans tous ces détails.

Nous remarquons qu'il existe certains auteurs, tel Lotsy [3-4], qui prétend compter l'espèce comme une unité indivisible.

Suivant l'opinion de cet auteur l'espèce présente un ensemble d'individus homozigotes munis d'une même composition génétique.

Lotsy a nommé cet ensemble : *espèce primitive*.

Mais la très grande majorité des biologistes compte comme unité zoologique l'espèce de Linné (*Linneon* de Lotsy). Sous ce terme on comprend l'ensemble des génotypes semblables (non identifiés !).

D'autre part il existe une tendance entre certains botanistes (Clements, Du Rietz, Turesson) [5-8] à remplacer le sens

(1) Berg L.-S. : Nomogénèse. Pétersbourg, 1922, p. VIII-303 (en russe).

(2) Vavilov N.-J. : The law of homologous series in variation. *Journal of Genetics*, XII. Cambridge, 1922, p. 47-89.

(3) Lotsy, J.-P. : La théorie du croisement. Le croisement non la variabilité est la cause de la formation des espèces. *Archives Néerland. des sciences exactes et naturelles*, Série III, B, T. II. La Haye, 1914, p. 178-238.

(4) Lotsy, J.-P. : Qu'est-ce qu'une espèce ? *Ibidem*, t. III, 1916, p. 57-110.

(5) Clements, T.-E. : Plant succession. Washington, 1916.

(6) Du Rietz, G.-E. : Der Kern der Art-und Assoziationprobleme. *Botaniska Notiser*, 1923.

(7) Turesson, G. : The genotypical response of the plant species to the habitat. *Hereditas*, Bd. 3, 1922.

(8) Turesson, G. : The plant species in relation to habitat and climate. Contributions to the knowledge of genecological units. *Hereditas*, Bd. VI, n. 2, 1925.

d'espèce comme unité taxonomique par une unité œcologique (*Isoreagent, Œcotype, Œcad*).

En général sous le terme *Linneon* on comprend « une colonie isolée de consanguins », selon l'expression courte mais très juste de RACOVITZA (1).

Dans la description suivante nous allons suivre les idées que M. BERG a développées dans ses différents travaux et qui se rapprochent le plus des nôtres.

Sous le terme *species* (*espèce*) nous comprenons un ensemble de formes qui possèdent les trois caractères suivants :

1° Morphologie bien délimitée de celle des groupes voisins;

2° Génétiques distincts des complexes voisines par la présence d'un caractère nouveau;

3° Aire de distribution géographique bien délimitée.

C'est pourquoi par le nom espèce on entend un ensemble d'individus possèdant une série de caractères communs et héréditaires par lesquels il se distingue des ensembles voisins. Dans la génération des espèces il ne peut pas apparaître un individu identique à un individu de l'autre espèce.

Habituellement les espèces ne se croisent pas entre elles. Si l'hybridation est possible, les hybrides possèdent des caractères intermédiaires qui ne se disjoignent pas.

Les produits de ces croisements sont le plus souvent tout à fait inféconds.

Quelques exemples de poissons de différentes espèces (genres) qui peuvent produire les hydribes :

Cyprinus carpio × *Carassius carassius, Rutilus rutilus* × *Abramis brama, Rutilus rutilus* × *Scardinuis terythrophthalmus, Vimba vimba* × *Blicca bjoerkna, Chondrostama nasus* × *Vimba vimba, Chondrostoma nasus* × *Leuciscus agassizi, Perca fluviatilis* × *Acerina cernua, Acipenser ruthenus* × *Acipenser güldenstädti*, etc.

Chaque espèce a son aire de distribution géographique bien limitée. L'espèce est toujours désignée par deux noms.

Quelques exemples des espèces : *Leuciscus cephalus* (LINNÉ), *Leuciscus leuciscus* (LINNÉ), *Barbus meridionalis* RISSO, *Gobio gobio* (LINNÉ).

Subspecies (*Sous-espèce*) *:* Sous ce terme on comprend un ensemble d'individus qui est lié avec l'espèce voisine par les formes intermédiaires. Chaque sous-espèce possède aussi son aire géographique distincte de celle de l'espèce.

Les sous-espèces présentent la même fixité de caractères héréditaires que l'espèce. Les sous-espèces sont désignées par trois noms.

(1) RACOVITZA, E.-G. : Cirolanides. *Arch. Zool. expér.* [5], X, 1912.

Quelques exemples de sous-espèces :

Leuciscus cephalus cavedanus (BONAPARTE);

Leuciscus cephalus orientalis (NORDMANN);

Leuciscus leuciscus baicalensis (DYBOWSKI);

Barbus meridionalis peleny (HECKEL);

Gobio gobio lepidolæmus (KESSLER).

Natio (*race*) : C'est une sous-espèce secondaire.

Les relations entre la race et sa sous-espèce sont les mêmes que celles qui existent entre la sous-espèce et son espèce.

La race est réunie par les formes intermédiaires avec la sous-espèce. Cette unité possède certaine aire de distribution géographique. Les races sont désignées par 4 noms.

Quelques exemples de races :

Leuciscus cephalus orientalis (NORDMANN) natio *platycephalus* KAMENSKY.

Leuciscus leuciscus baicalensis DYBOWSKI, natio *Kirgisorum* BERG.

Gobio gobio lepidolæmus KESSER, natio *caucasicus* KAMENSKY.

Ces trois unités systématiques (espèce, sous-espèce, race) sont les formes géographiques, parce qu'elles occupent certaines aires de distribution géographique bien limitées.

Ces unités contiennent la présence de nouveaux facteurs génétiques.

Si on croise une espèce avec sa forme géographique (sous-espèce ou race) ou une sous-espèce avec l'autre, les hybrides sont toujours de caractères intermédiaires. Dans ces cas habituellement on n'observe pas les disjonctions de caractères.

En général, il n'existe pas une grande différence entre l'espèce et la sous-espèce et d'autre part entre la sous-espèce et la race.

C'est le sens systématique qui nous permet de classer certains poissons en espèce ou sous-espèce et de même en la sous-espèce ou la race.

Habituellement comme espèce fondamentale on compte les poissons qui ont déjà été décrits.

Les poissons nouvellement observés sont classés comme sous-espèces (ou race). On peut dire que suivant certaines directions géographiques (direction Nord-Sud, ou Sud-Est) des poissons donnent des formes géographiques que l'on devrait classer comme sous-espèces.

Dans les bassins des grands fleuves (exemple le Danube) les mêmes poissons qui habitent les différents affluents peuvent présenter des unités systématiques plus petites ; dans ces cas on compte ces formes comme race.

Les mêmes relations existent dans les régions montagneuses (Caucase, Balkans) ([1-3]).

Morpha ([4-5]) : Ce terme remplace le nom ancien *variété* (*varietas*), sous lequel on a compris soit sous-espèces, soit morpha proprement dite.

La morpha c'est un ensemble important d'individus possédant des caractères communs, mais plus ou moins variables autour de la forme fondamentale.

Si les conditions d'habitat se trouvent changées (p. ex. pendant une transgression ou régression marine), tous les individus peuvent se transformer en morpha.

La morpha se distingue de toutes les unités systématiques, dont nous avons déjà parlé, par l'absence d'une certaine aire de distribution géographique. Elle peut se trouver ensemble dans les mêmes aires de formes géographiques.

Les caractères par lesquels la morpha se distingue des formes fondamentales ne sont pas stables.

Quelquefois sous l'influence des changements de conditions de vie, elle peut retourner à son état primitif. Elle n'est capable de transmettre cette hérédité que dans les cas de conditions inchangées.

La morpha (de même que l'espèce primitive) ne contient pas de nouveaux facteurs héréditaires et ne présente qu'une combinaison de caractères dominants et récessifs. Si on croise la morpha avec sa forme fondamentale ou les espèces primitives entre elles, on observe toujours des disjonctions de caractères suivant la loi de Mendel.

Ces observations ont été faites déjà par STANDFUSS (1896) et plus tard approuvées par GOLDSCHMIDT (1920) ([6-7]), sur un papillon *Callimorpha dominula* et par d'autres auteurs sur certains animaux (insectes, mammifères).

Quelques exemples de morpha :

Dans les grands bassins (lacs ou grands fleuves), se trouve le type de Carassin (*Carassius carassius*), court, ramassé et élevé.

(1) KAMENSKY, S. : Die Cypriniden der Kaukasusländer u. ihrer angrenzenden Meere. Tiflis, I-II, 1899-1901.

(2) KARAMAN, S. : Pisces Macedoniæ, 1924 Split.

(3) KARAMAN, S. : Beiträge zur Ichthyologie von Iugoslavien I. 1928. Extrait du *Bull. Soct. Sc. de Skoplie*, t. VI. Section des Sc. Nat., n° 2, p. 147-175.

(4) Ce terme était proposé par M. SEMENOW TIAN-SHANSKIJ, A.-P. : Les unités systématiques de l'espèce et leurs subdivisions. *Mem. Acad. Imp. Sciences* [8], Sect. Phys. Matern., XXV, n° 1, 1910, pl. 29 (en russe) et était appliqué pour ichthyologie par :

(5) M. BERG : Sur l'espèce et ses subdivisions. *Journal Biolog.*, I, Moscou 1910 (en russe).

(6) GOLDSCHMIDT, R. : Die quantitative Grundlage von Vererbung und Artbildung. Berlin, 1920.

(7) SUMNER : Geograph variation and Mendelian inheritance at *Peromyscus. Journ. Exper. Zool.*, XXX, n° 3, 1920.

Au contraire dans les étangs et autres petits bassins vit le type de poisson allongé, que l'on peut nommer morpha *humilis* HECKEL.

Cette morpha se rencontre dans différentes contrées d'Europe et d'Asie, où elle trouve des conditions appropriées.

Si les conditions ne changent pas, les caractères de ces types sont héréditaires.

Mais si l'on transporte les types élevés dans les petits bassins (étangs), leurs alevins se modifient en morpha *humilis*.

Au contraire les alevins de cette morpha transportés dans les grands bassins se transforment en types élevés .

Beaucoup des *Cyprinidés* donnent différentes morpha.

Par exemple chez le gardon *Rutilus rutilus* (LINNÉ) se trouvent les formes élevées (morpha *prasinus* AGASSIZ = *elongata* Fatio) et allongées (morpha *rutiloides* SELYS = *elata* FATIO).

Les vandoises *Leuciscus leuciscus* (LINNÉ) présentent les morpha *rodens* (AGASSIZ), avec le corps et le museau allongés et morpha *majalis* (AGASSIZ), avec le corps élevé et le museau court.

Les ablettes *Alburnus alburnus* (LINNÉ) donnent dans les lacs une morpha *lacustris* (HECKEL) (*Vilmenensis* WARPACHOWSKI).

Cette morpha a été observée en Hongrie et en Russie.

Pour les goujons *Gobio gobio* (LINNÉ), M. BERG [1-2] a décrit plusieurs morpha :

Avec les moustaches très courtes (m. *brevicirris* BERG) qui atteignent à peine le bord antérieur de l'œil et m. *longicirris* BERG) avec les moustaches longues qui atteignent et souvent dépassent le bord postérieur de préopercule.

Il existe les morpha (m. *obtusirostris* VALENCIENNES) avec le museau plus court que l'espace post-orbitaire, et la forme (m. *longirostris* BERG) chez laquelle le museau est plus long que l'espace post-orbitaire.

Chez le goujon la position de l'anus peut varier : elle est plus rapprochée de la base des nageoires ventrales que de la base de la nageoire anale (m. *prosopyga* BERG). D'autre part, chez m. *katapyga* BERG, ces relations sont opposées.

Chez l'esturgeon la longueur du museau est très variable : pour *Acipenser ruthenus* LINNÉ est décrite une morpha *kamensis* LOVETZKY, avec le museau très court. Chez cette espèce on trouve souvent les différentes morpha qui se distinguent par leurs différence, de coloris :

Albinos (m. *leucotica* BRAND = *alba* ANTIPA).

(1) BERG, L.-S.: Poissons dans Faune de la Russie, vol. III. Liv. 5, St. Pétersbourg, 1914, p. 1-704 (en russe).

(2) BERG, L.-S. : Les poissons des eaux douces de la Russie, 1923, XXIX, p. 535 (en russe).

Rougeâtre (m. *erytraea* ANTIPA).

La dernière coloration peut se trouver chez les différents *Cyprinidés :* tanche, gardon, carpe, ides, etc.

Les *Salmonidés* présentent de très intéressantes morpha.

Les poissons migrateurs de genres : *Salmo, Oncorhynchus, Salvetinus* peuvent donner des morpha (en Europe, Asie, Japon et Amérique du Nord) qui demeurent toujours dans l'eau douce.

La truite de mer (*Salmo trutta* LINNÉ) présente deux types de morpha :

1° L'un, de grande taille, qui habite les lacs et les grands fleuves, s'appelle :

Salmo trutta LINNÉ, morpha *lacustris* LINNÉ (forma *major*, FATIO-ROULE) (1-2);

Salmo trutta labrax PALLAS, morpha *lacustris* LINNÉ.

2° L'autre, de taille moyenne et petite, habite les rivières et ruisseaux, on le désigne comme :

Salmo trutta L. morpha *fario* LINNÉ (= forma *minor* FATIO-ROULE) (1-2).

Salmo trutta labrax PALLAS, morpha *fario* LINNÉ.

Les morpha indiquées dans les cas où elles peuvent descendre jusqu'à la mer font retour au type primitif de *Salmo trutta* (3).

Le saumon commun présente une morpha qui séjourne d'une manière permanente dans l'eau douce. On connaît *Salmo salar* L., morpha *recictus* (MALMGREN) (4-5), qui habite les lacs de Russie, de Suède et d'Amérique du Nord (Maine, New Hampshire, New Brunswich, Saint-John).

On observe une morpha très curieuse chez une espèce de chabot, *Myoxocephalus quadricornis* (LINNÉ), qui est répandue dans la mer Baltique et l'Océan Arctique.

Dans les grands lacs de Russie (Ladoga, Onega), de Suède et d'Amérique du Nord vit *Myoxocephalus quadricornis* L., morpha *relictus* LILLJEBORG (7-8).

Il faut remarquer que cette morpha s'est formée indépendamment dans les contrées indiquées.

(1) FATIO, V. : Histoire naturelle des poissons, vol. I. Genève, 1890, p. 324-347.

(2) ROULE, L. : Description de la grande Truite du Rhône (*Salmo trutta* LINNÉ ; forma *major* TATIO, facies *Rhodanensis*). *Bull. Mus. Nat. d'Hist. nat.*, 1923, p. 291-295.

(2a) ROULE, L. : Les poissons des eaux douces de la France. Paris, 1925, p. 96-103.

(3) DAY : British and Irish *Salmonidæ* L. 1887, p. 7, 144, 183-184.

(4) MALMGREN : Finlads Fish-fauna, 1863, p. 59.

(5) *Salmo hardinis* GÜNTHER. Cat. fish. VI, 1866, p. 107.

(6) *Salmo sebago* GIRARD dans HUBBS, C. L., and GREENE, C. W. : Further notes on the fishes of the Great Lawes and tributary waters. *Papers Michigan Acad. Scen. Arts a. Letters*, vol. VIII, 1927, p. 371-392.

(7) *M. quadricornis* var. *relictus* LILLJEBORG : Sverigesoch Norges Fiskar, I, 1891, p. 149.

(8) *Triglopsis thompsonii* GIRARD. Voir (26) HUBBS a. GREENE.

Il est remarquable que la forme typique de *M. quadricornis* L. habitant la mer Baltique pendant les époques glaciaires était représentée aussi par morpha *relictus*.

Pour les détails de cette question intéressante voir les auteurs : LONNBERG (1), GRETA PHILIP (2), EKMAN (3-4), BERG (5).

En se basant sur les exemples de morpha, dont nous avons déjà parlé, on peut voir que le terme morpha peut être appliqué dans différents cas.

C'est pourquoi dans l'avenir ce terme devra être divisé en différentes unités taxonomiques.

Varietas (*Variété*) : Par ce terme on désigne provisoirement les cas dont la classification n'a pas été nettement déterminée dans une des unités taxonomiques indiquées ci-dessus.

Suivant les définitions de l'espèce et des subdivisions, il faudrait comprendre par le terme espèce une série d'unités systématiques réunies par des formes intermédiaires.

C'est pourquoi le terme espèce renferme non seulement espèce proprement dite, mais aussi ses subdivisions (sous-espèce, natio, morpha).

Pour cette espèce *collective* était proposé par KORGINSKI (6) le terme : *proles*.

La définition de l'espèce que nous avons faite ci-dessus s'applique à proles.

Proles = *species* + (*subspecies* + *natio*) + *morpha*.

L'espèce proprement dite est *proles* sans sous-espèce, natio et morpha.

Pour remplacer le terme «*proles*» il a été proposé plusieurs noms, à savoir :

Proles de KORGINSKI (1892) (6) = *conspecies* de BIANCHI (1916) (7) = *espèce polymorphe* de REGEL (1912) (8).

(1) LÖNNBERG, E. : Om några fynd i Litorina-lera i Norrköplng, 1907, *Arkiv. för Zoologie*, IV, n° 22, 1908, p. 1-27.

(2) GRETA PHILIP. : On relies in the swedist fauna. *Bull. Geol. Inst. Upsala*, IX (1908-09), 1910, p. 134.

(3) EKMAN, Sr.: Studien über die marinen Relikte der nordeuropäischen Binnengewässer. *Int. Revue Hydrobiol. u. Hydrogr.*, V, 1913, p. 540-550.

(4) EKMAN, Sr. : Studien über die marinen Relikte der nordeuropäischen Binnengewässer. II. Die Variation der Kopfform bei *Limnocalanus grimaldii* und *L. macrurus*. *Inter. Revue der gesam. Hydrobiol. u. Hydrogr.*, VI, 1913, p. 336-371.

(5) BERG, L.-S. : Climat et vie. Édition d'État (en russe). Moscou, 1922, p. 67-68.

(6) KORGINSKI : La flore de l'Est de la Russie européenne et ses relations systématiques et géographiques. *Bull. Universit. Imperial de Tomsk.*, 1822, p. 227 (en russe).

(7) BIANCHI, V. : L'espèce et les formes taxonomiques subordonnées. *Journ. Zool. Russe*, I, Moscou, 1916, p. 287-297 (en russe).

(8) REGEL, R. : Sélection du point de vue scientifique. *Bull. de Botan. appliquée*, V, 1912, p. 425-540 (en russe).

Certaines proles ne se forment pas de sous-espèces (*natio*); dans ce cas le sens *species* correspond au sens *proles*.

Après la définition de l'espèce et de ses subdivisions nous pouvons facilement reconnaître que l'affirmation de DARWIN qui dit qu'il n'y a pas grande différence entre l'espèce et ses variétés, est juste, si elle concerne *species* et *subspecies* (*natio*), parce que dans chaque *proles* toutes les formes sont réunies entre elles.

Si on compare les différentes *proles* quoique voisines, l'opinion de BUFFON que les espèces sont séparées par intervalles que la nature ne peut franchir est très juste.

Quelle valeur peuvent avoir ces divisions systématiques ?

Nous espérons que ce long exposé aura nettement défini le caractère de chaque unité; c'est pourquoi il n'est pas indispensable d'employer souvent le terme *varietas* sous lequel on comprend soit les formes géographiques (*subspecies, natio*), soit non géographiques (*morpha*), dont la valeur en évolution d'organismes est totalement différente.

Ces divisions ont aussi une valeur pratique, si on les choisit pour l'élevage des poissons appartenant aux différentes unités taxonomiques.

Il est plus avantageux de prendre les représentants des formes géographiques parce qu'ils possèdent des caractères héréditaires, qui ne changent pas dans les conditions artificielles, tandis que morpha, malgré ses qualités, n'est pas souvent intéressant pour l'élevage, les perdant facilement dans les conditions artificielles.

Il ne faut pas craindre que l'application de petites unités taxonomiques puisse compliquer et troubler le système.

Nous pensons au contraire qu'une description générale qui embrasse les différents caractères, ne donne pas une détermination très nette, surtout s'il faut l'appliquer aux animaux provenant de régions très particulières.

Selon MM. BIANCHI (1907) et BERG (1922), nous proposons non seulement de diviser le genre (*genus*) jusqu'à la limite naturelle, quand toutes les espèces non homogènes seront écartées, mais aussi de diviser les *proles* pour séparer toutes les formes qui ne peuvent pas se ranger en série homogène par un caractère principal [1].

(*Laboratoire d'Ichthyologie du Muséum.*)

[1] Tous nos remerciements à M^lle M.-L. VERRIER, Assistante au Laboratoire d'Ichthyologie du Muséum, et à M. P. LONNEY, de Versailles, qui ont bien voulu revoir le manuscrit de cette note.